

REDVET Rev. electrón. vet. <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet> - <http://revista.veterinaria.org>
Vol. 10, Nº 10, Octubre/2009 – <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet/n101009.html>

Dinámica del crecimiento de peces y crustáceos

Martínez-Porchas, Marcel^{1*}, Martínez-Córdova, Luis Rafael², Ramos-Enríquez, Rogelio³

¹ Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. Carretera a la Victoria. Km 0.6. Hermosillo, Sonora.

² Universidad de Sonora. Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora. DICTUS. Luis Donaldo Colosios, 83000. Hermosillo, Sonora.

³ Universidad de Sonora. Laboratorio de Análisis Clínicos e Investigación de la Universidad de Sonora. LACIUS. Blvd. Luis Donaldo Colosio, 83000. Hermosillo, Sonora.

Contacto: marcelmp_6@hotmail.com

Resumen

Dado que el crecimiento de organismos acuáticos es el aspecto más importante en el desarrollo de las actividades tendientes a su aprovechamiento, entre ellas la acuicultura, es importante tener conocimientos suficientes sobre este proceso. El presente documento es una revisión sobre la bioenergética del crecimiento de organismos acuáticos. El sistema metabólico de organismos acuáticos canaliza la energía obtenida de los alimentos hacia distintos procesos como metabolismo basal, almacenamiento, reproducción, crecimiento y excreción y la mayoría de ellos no invierten energía para la producción de calor, lo cual de alguna manera resulta ventajoso para actividades productivas. En el proceso de crecimiento el organismo dedica energía para la formación de estructuras y tejidos; sin embargo, este proceso puede ser afectado por distintos factores. Los animales acuáticos utilizan una mayor proporción de su energía ingerida hacia el crecimiento solamente bajo condiciones óptimas internas y externas. De la revisión se concluye que existen diferentes factores ambientales que afectan el crecimiento de los organismos acuáticos; bajo condiciones óptimas se canaliza una parte significativa de la energía ingerida hacia el proceso de crecimiento, sin embargo, si uno o varios factores son modificados, la canalización de energía hacia el crecimiento no es prioritaria, y la energía es distribuida hacia otros procesos que toman mayor prominencia.

Palabras Clave: Acuicultura, crecimiento, crustáceos, desarrollo, peces.

Abstract

The growth of the aquatic organisms is the most important aspect in activities that take advantage of them, such as the aquaculture; therefore it is important to have enough knowledge about this process. The present document is a revision about the growth bioenergetics of aquatic organisms. The metabolic system of the aquatic organisms canalizes the energy obtained from feed toward different processes such as basal metabolism, storage, reproduction, growth and excretion, and most of them does not invest energy for heat production. In the growth process, the organism dedicates energy to build tissue and structures; however, this process may be affected by diverse factors. Aquatic animals utilize a higher proportion of their consumed energy toward growth process only under optimal external and internal conditions. From this revision it is concluded that there are different environmental factors that affect the growth of the aquatic organisms; under optimum conditions, a significant portion of the ingested energy is canalized toward the growth process, however, if one or various factors are altered, the canalization of energy towards the growth it is not a priority, and the energy is distributed toward other processes that take more prominence.

Key words: Aquaculture, crustaceans, development, fish, growth.

INTRODUCCION

Los organismos acuáticos, representan el 70% del total de las especies animales del planeta (McKinney, 1998). El hombre ha aprovechado este recurso para satisfacer la creciente demanda de alimento, desarrollando actividades como la acuicultura, en donde se producen organismos acuáticos como peces y crustáceos en forma masiva (Martínez-Córdova, 2009; FAO 2009).

Existen cientos de diferentes especies acuáticas con potencial para ser cultivadas y todas ellas tienen un ciclo de vida similar que se resume en: nacer, crecer, reproducirse y morir. La reproducción y el crecimiento son los aspectos más importantes en el desarrollo de la acuicultura. El crecimiento es el aumento del tamaño y número de células, así como de las estructuras de un organismo, lo cual conlleva a un aumento de su tamaño total. Existen dos tipos de crecimiento, el crecimiento somático y el crecimiento en masa. El crecimiento somático es el progreso del organismo en dimensiones longitudinales, como resultado de la multiplicación celular y la aposición de sustancias celulares (Güel, 1973; Barker y Scheibling, 2008). El crecimiento en masa es el aumento en volumen debido a la acumulación de reservas energéticas y formación de órganos reproductores. Tanto el

crecimiento como la división celular dependen de la capacidad de los organismos acuáticos para asimilar y utilizar los nutrientes que se encuentran en su hábitat. De este modo, los nutrientes del alimento son usados por los organismos acuáticos para construir nuevas estructuras celulares y obtención de energía (anabolismo y catabolismo) (Lucas, 1996). Sin embargo, existen diversos factores que afectan este proceso. El objetivo de este documento fue hacer una revisión bibliográfica de los factores que afectan el proceso del crecimiento y establecer su efecto sobre la bioenergética de los organismos acuáticos.

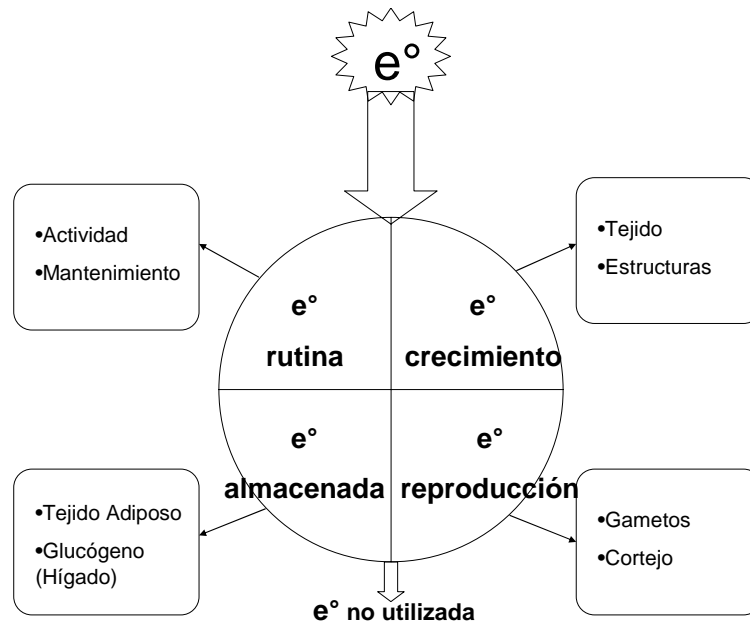
BIOENERGETICA DEL CRECIMIENTO

La termodinámica biológica o bioenergética es el estudio de la transformación y flujo de energía a través de un organismo vivo (Lucas, 1996); este flujo de energía puede ser dirigido hacia los distintos procesos internos de dicho organismo. Para expresar lo anterior en términos energéticos, se ha propuesto un modelo ampliamente aceptado por la comunidad científica (Winberg, 1956; Klekowski y Duncan, 1975; Vega y col, 2004):

$$I = R + H + U + P$$

Donde I es la energía ingerida en el alimento, contenida en forma de carbohidratos, lípidos o proteínas y puede ser expresada en calorías, joules u otra unidad energética; R representa la energía utilizada en la respiración (metabolismo), U es la excreción, H energía eliminada en heces y P es la producción o energía retenida.

Entonces, de la energía total contenida en el alimento ingerido por un organismo, cierta cantidad es destinada a procesos anabólicos y/o catabólicos (Figura 1). Una parte es destinada al metabolismo de rutina que comprende la energía utilizada para mantenimiento de las funciones celulares y la utilizada en funciones motoras (Jobling, 1994). Otra fracción es almacenada ya sea en forma de lípidos (tejido adiposo) o como glucógeno principalmente en el hígado (Lehninger, 1995). Durante la etapa de reproducción los animales utilizan una gran cantidad de energía para la formación de tejidos, gametos, así como en el cortejo nupcial (dependiendo de la especie) (Jobling, 1994). La energía destinada a crecimiento o energía retenida es utilizada para la formación de tejidos y estructuras (crecimiento somático), lo cual tendrá como resultado el aumento de las dimensiones del animal, siendo esta la parte más importante desde el punto de vista de producción. Por último, la energía no utilizada es desechada en forma de heces (Klekowski y Duncan, 1975; Bayne, y col, 1976; Vega, y col, 2004).



e°: Energía

Figura 1. Uso de la energía química ingerida por los organismos acuáticos (Lucas, 1996).

En el caso de las larvas de peces y crustáceos, estas destinan una mayor cantidad de recursos energéticos al desarrollo de órganos asociados con el consumo de alimento y locomoción con el objetivo de incrementar su probabilidad de supervivencia (Osse y col, 1997); posteriormente en etapas juveniles el crecimiento somático toma mayor prominencia, presentando tasas de crecimiento exponencial.

Por otro lado, la mayoría de los peces y la totalidad de los crustáceos son organismos poiquiloterms, es decir no regulan su temperatura corporal y por lo tanto no invierten energía en producir calor para mantener sus funciones metabólicas (Figura 2) (Prosser, 1986; Rosas-Vásquez, 1996). Tampoco requieren invertir una gran cantidad de energía para la formación de sus estructuras, debido a que el ambiente acuático disminuye el efecto de la gravedad sobre la masa de sus cuerpos y no se requiere de estructuras tan rígidas y densas como en el caso de organismos terrestres. Por lo tanto, los organismos acuáticos son mas eficientes en la transformación de energía en cuanto a crecimiento se refiere; lo cual se ha demostrado a través de varios experimentos en los cuales se ha observado que muchos de los organismos acuáticos, presentan un factor de conversión alimenticia menor a los animales terrestres como aves, vacas, cerdos, etc. (Rosas-Vásquez, 1996; Millamena, 2002; O´Connell, y col, 2005). Esto significa que un organismo acuático requiere consumir una menor cantidad de alimento que uno terrestre para aumentar la misma cantidad de masa. Por ejemplo, se ha reportado que los cerdos requieren consumir alrededor de 3 kilogramos de alimento para aumentar su peso en 1 kilogramo

(Gilbert y col, 2007), mientras que en organismos acuáticos como tilapias o camarones se requiere de 1 a 2 kilogramos de alimento para producir un kilogramo de biomasa (Martínez-Córdova 1999; Ridha 2006).

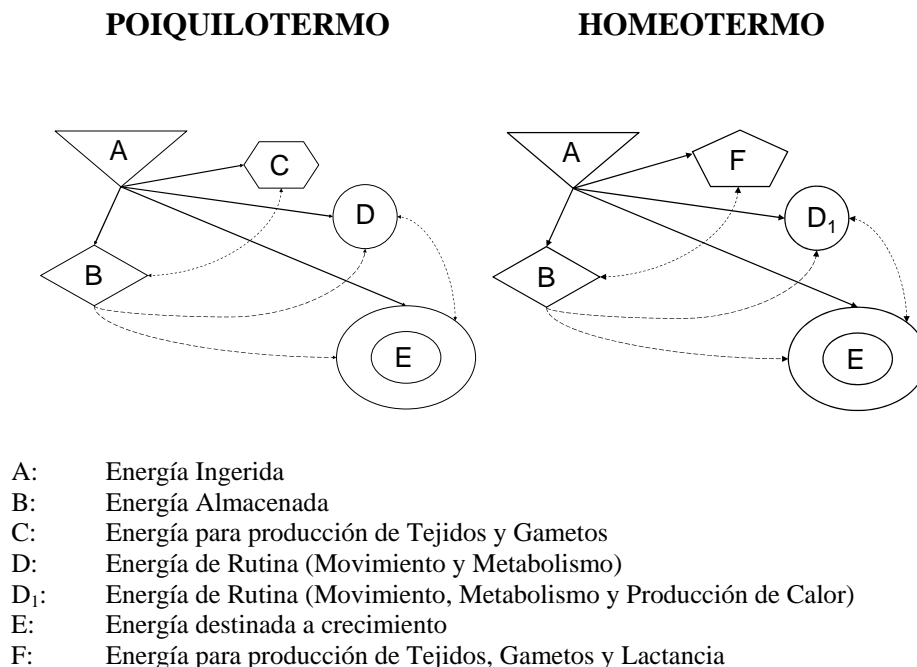


Figura 2. Comparación entre el flujo de energía utilizada de un organismo poiquilotermo y un homeotermo (basado en la publicación de Lucas, 1996).

Contrariamente, los organismos acuáticos tienen que filtrar alrededor de 32 veces más litros de agua ($\approx 5-7\text{mg/L}$ de oxígeno disuelto [OD]) en comparación con los litros de aire (260 mg/L OD) que respira un animal terrestre de peso similar para obtener la misma cantidad de oxígeno, lo cual implica un gasto energético extra por parte de los organismos acuáticos.

FACTORES QUE AFECTAN EL CRECIMIENTO

Aunque en condiciones normales la bioenergética de los organismos es un proceso en relativo equilibrio, existen diversos factores intrínsecos y extrínsecos que pueden alterar dicho equilibrio, en donde el organismo canaliza una mayor cantidad de energía a distintos procesos con el fin de mantener un estado de homeóstasis y asegurar su integridad fisiológica. A continuación se mencionan diversos factores que tienen un efecto sobre el crecimiento.

Nutrición

El estado nutricional es uno de los factores más determinantes en el crecimiento de los peces o crustáceos. Cada especie tiene distintos hábitos alimenticios y requerimientos nutricionales específicos; es por ello que no puede hablarse de un alimento con características óptimas para los organismos acuáticos en general (Subcommittee on Fish Nutrition, National Research Council, 1993; D'Abramo y col, 1997).

La energía es obtenida a partir de los macronutrientes (proteínas, lípidos y carbohidratos); los aminoácidos que forman las proteínas son esencialmente utilizados por los organismos para la formación de tejidos y hormonas. Los lípidos y carbohidratos en cambio son utilizados principalmente para la obtención de energía (Lehninger, 1995; Martínez-Porchas, 2005).

La cantidad y calidad de los nutrientes ingeridos, tienen un efecto directo sobre el crecimiento. Si el alimento tiene alta cantidad de energía y poca proteína, el organismo cubrirá sus necesidades energéticas pero no tendrá sustrato suficiente para formar tejido y estructuras. Por otro lado, si hay una gran cantidad de proteína y poca energía el organismo no tendrá suficiente energía para realizar sus funciones fundamentales y la obtendrá a partir de los aminoácidos, lo cual es menos redituable en términos costo-beneficio ya que se necesita una mayor cantidad de ATP para obtener energía de estos compuestos (Dokken, 1987; Lehninger, 1995). Incluso, se ha propuesto que un exceso de proteína puede ocasionar acumulación de metabolitos tóxicos como el amonio, en la hemolinfa de crustáceos, lo cual aumenta el riesgo de muerte y reduce el crecimiento (Guzman, y col, 2001). De lo anterior se desprende que el equilibrio en la relación proteína/energía en el alimento es de suma importancia. El requerimiento de proteína depende en gran medida de los hábitos alimenticios de la especie; mientras que especies herbívoras requieren bajas cantidades de proteína especies omnívoras y sobre todo carnívoras requieren altas cantidades de proteína debido a que ellas obtienen una considerable fracción de su energía requerida a partir de los aminoácidos.

La calidad de los nutrientes también juega un papel importante; si la calidad de los lípidos y carbohidratos no es la óptima, las células tomarán energía de los aminoácidos destinados al crecimiento. Por otra parte, si la proteína no tiene el perfil adecuado de aminoácidos, parte de ellos serán utilizados como energía y no como sustrato para crecimiento (Fuller y col, 1977; Company y col, 1999).

Además del requerimiento de macro nutrientes, también existe un requerimiento por micro nutrientes como vitaminas y minerales; una

dieta deficiente en determinados minerales esenciales tendrá un efecto negativo sobre el crecimiento, al igual que una inadecuada proporción entre distintas vitaminas y minerales (D´abramo y col, 1997; Watanabe y col, 1997).

Muda

La muda o ecdisis, es un proceso del crecimiento que ocurre exclusivamente en crustáceos. Los crustáceos deben mudar su exoesqueleto para poder aumentar de talla, ya que no pueden crecer más allá de los límites impuestos por dicho exoesqueleto.

Durante esta etapa, el animal destina una gran cantidad de energía a este proceso, la cual es utilizada para la formación de un nuevo exoesqueleto, y por otra parte, los organismos no se alimentan debido a que sus estructuras trituradoras se encuentran “blandas” y es imposible utilizarlas, por lo que el organismo toma de sus reservas energéticas exclusivamente para la formación del nuevo exoesqueleto y para cubrir la demanda energética del metabolismo basal (Devaraj y Natarajan, 2006).

Sexo

El sexo es un factor que tiene que ver con la tasa de crecimiento. En algunas especies, el macho cuenta con una tasa de crecimiento más acelerada que la hembra, debido a que la hembra destina una mayor cantidad de energía en la producción de gametos y vitelogenina para propósitos de reproducción (Lucas, 1996). Sin embargo, en otros organismos sucede lo contrario, y es la hembra quien presenta mayores dimensiones corporales (Pruder, 2000).

Estrés

El estrés ambiental afecta significativamente la utilización y flujo de energía en un organismo debido a que hay un efecto directo sobre su metabolismo. El estrés generalmente se presenta en sistemas de cultivo, ya que los organismos están expuestos a condiciones variables o francamente adversas de varios parámetros, como por ejemplo: temperatura, salinidad, OD, densidad, metabolitos tóxicos, entre otros (Beamish, y col, 1996; Davis y McEntire, 2009). También las actividades comunes en una granja como: manipulación de organismos en biometrías, limpieza de tanques de cultivo, recambio de agua, etc., provocan un estrés adicional a los organismos. Por otro lado, en el ambiente marino, difícilmente existirán este tipo de condiciones debido a que la mano del hombre no modifica las condiciones ambientales; aunque el medio trae consigo sus propias condiciones estresantes como la pesca, competencia por alimento,

presencia de depredadores, descarga de aguas residuales al mar, fenómenos naturales ("el Niño", mareas rojas), entre otros.

El estrés provoca un aumento significativo en la demanda energética debido al aumento en el metabolismo y a las reacciones de alarma que emite el sistema nervioso al percibir un estado de estrés. West y colaboradores (1993) reportaron que peces sometidos a condiciones de estrés aumentaban su consumo de glucosa hasta por 30 veces. En los sistemas de cultivo, los organismos no pueden huir de condiciones sub-óptimas (si las hay), por lo que deben llevar a cabo ajustes metabólicos tales como el aumento en la secreción de hormonas como el cortisol, proteínas del shock térmico, etc. La síntesis y acción de estas hormonas conlleva un incremento en la demanda energética (Barton e Iwama 1991; Haukenes y col, 2008).

Densidad y Oxígeno Disuelto

Hace 30 años, Brett (1979) observó que altas densidades de organismos por unidad de volumen de agua, así como bajas concentraciones de oxígeno disminuían el crecimiento y eficiencia de conversión de alimento de los animales cultivados. Esto se debe a que no hay la cantidad suficiente de oxígeno para el metabolismo oxidativo de los nutrientes ni para obtener la cantidad de energía necesaria para cubrir todas las necesidades, por lo que el metabolismo de rutina y mantenimiento se vuelve prioridad antes que el crecimiento.

El problema de la densidad se presenta solo bajo condiciones de cultivo, al haber un elevado número de organismos por unidad de volumen hay un mayor consumo de oxígeno y de alimento, mayor producción de metabolitos tóxicos y menor espacio entre organismos; todo esto conlleva estrés al organismo, lo cual representa un aumento adicional a la demanda energética, afectando negativamente el crecimiento (Costas y col, 2007).

Salinidad

Los organismos acuáticos invierten una considerable cantidad de energía en la osmoregulación, debido a que el transporte activo de iones a través de las membranas celulares requiere de energía en forma de ATP (Kidder, y col, 2006). Cuando un organismo se encuentra en un ambiente en donde la salinidad está lejos del rango óptimo, gasta una mayor cantidad de energía para mantener el equilibrio osmótico. Por ejemplo, en granjas de cultivo de camarón, el crecimiento de estos crustáceos se reduce debido a que al evaporarse el agua de los estanques, la salinidad aumenta de 35‰ a 45‰ (Martínez-Córdova, 1999).

En la actualidad se han desarrollado nuevas estrategias basadas en la investigación científica para poder aclimatar y cultivar organismos marinos como el camarón blanco en condiciones de muy baja salinidad (2-3‰) (Whiteley y col, 2001; Davis y col, 2002), o por el contrario cultivar peces de agua dulce como la tilapia en agua marina (35‰); esto se ha logrado por medio de la manipulación del perfil iónico del agua (Sardella y Brauner, 2008).

Existen también organismos osmo-conformadores, los cuales modifican su presión osmótica interna de acuerdo a la presión osmótica del medio, evitando así un gasto energético extra (Randall y Perry, 2002).

Temperatura

La temperatura es un factor que afecta directamente el metabolismo de los animales (Re y col, 2004). A medida que aumenta la temperatura, también aumenta la tasa metabólica y viceversa (Prosser, 1986; Huey y Bennett, 1990; Cifuentes-Lemus y col, 1997; Gillooly, 2001; Martínez-Porchas, 2006). Al incrementarse la tasa metabólica también lo hace la demanda energética (Clarck y Seymour, 2006), por lo cual, el organismo consume una mayor cantidad de alimento, provocando que la tasa de crecimiento también se vea incrementada. Esto sucede hasta cierto un punto, en el cual la temperatura es óptima para que el organismo tenga su mayor tasa de crecimiento. A partir de ese punto, a medida que la temperatura aumente, la tasa metabólica y consumo de alimento seguirán incrementándose, pero la tasa de crecimiento comenzará a disminuir, ya que, aunque el organismo consuma una mayor cantidad de energía, esta no será utilizada para el crecimiento, sino para satisfacer las necesidades de un metabolismo acelerado (Figura 3).

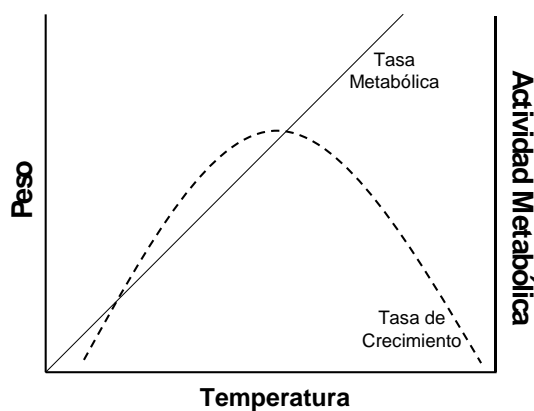


Figura 3: Relación entre tasa metabólica y tasa de crecimiento de organismos acuáticos con respecto a la temperatura.

Talla y Edad

Los organismos de menos talla, como por ejemplo larvas o juveniles de peces, tienen una alta tasa metabólica por unidad de volumen en comparación con organismos de mayor tamaño. Animales pequeños consumen una mayor cantidad de energía de la cual canalizan una mayor fracción a la formación de estructuras y tejidos en comparación con organismos de mayor talla (Gillooly, 2001). Esto significa que, a medida que aumenta la talla, la tasa de crecimiento disminuye.

Una vez que un pez o crustáceo ha alcanzado su máxima talla, su tasa de crecimiento es nula y la energía que anteriormente era canalizada a crecimiento ahora es dirigida hacia la reconstrucción de tejidos dañados, renovación de estructuras corporales, así como también a la reproducción (Lucas, 1996) (Figura 4). En acuicultura esto no es un escenario deseable ya que representa un gasto de alimento improductivo; por lo que es recomendable cosechar al momento que se observa que los organismos están formando gónadas.

La edad tiene un efecto similar al de la talla, pues a medida que aumenta la edad, disminuye la tasa de crecimiento (Ortega-Salas, 1987), tal como se ejemplifica en la Figura 4.

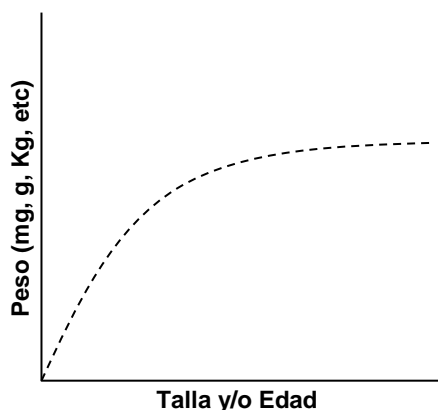


Figura 4. Aumento de peso con respecto a la talla o edad (Ortega-Salas, 1987).

Sistema Endocrino

El crecimiento de los peces está regulado por la liberación de la hormona del crecimiento (HC). Esta hormona es pleotrópica, es decir que tiene un efecto sobre varias funciones del organismo, tales como la promoción del crecimiento, movilización de energía química,

desarrollo de gónadas, apetito y comportamiento social (Canosa, y col, 2007).

El control de la HC es multifactorial ya que existen varios estimuladores e inhibidores de su secreción pituitaria. La liberación de esta hormona esta controlada por la hormona somatostatina que es un neuropéptido que inhibe su liberación. La acción de ambas hormonas, HC y somatostatina, puede ser regulada principalmente por factores ambientales y estado nutricional (Stroh y Zupanck, 1996; Canosa, y col, 2007).

En el caso de crustáceos, la hormona hiperglicémica (órgano X) regula los niveles de glucosa en la sangre, crecimiento, muda y reproducción (de Kleijn, y col, 1998; Dircksen, y col, 2001; Lugo y col, 2006). La hormona inhibidora de la muda y la hormona inhibidora de la gónada (las cuales también se encuentran en el órgano X), están involucradas en el proceso de crecimiento (Treerattrakool y col, 2003). Al igual que en los peces, estas tres hormonas son estimuladas o inhibidas por factores ambientales (luz, hipoxia, temperatura) (Keller y Horth, 1990; Chung y col, 1999; Chung y Webster, 2005) y estado nutricional.

Enfermedades

Cuando un organismo se encuentra enfermo, su tasa de crecimiento se ve significativamente disminuida, debido a que ingieren poco o ningún alimento, y además el organismo invierte energía en la formación de nuevos anticuerpos (Beamish, 1996). La actividad disminuye debido a la destrucción de eritrocitos y por ende la incapacidad de transportar el suficiente oxígeno (Kumaraguru, y col, 1995), lo que provoca que algunos procesos metabólicos (glucogénesis) se incrementen, y como consecuencia el glucógeno del hígado disminuye drásticamente; las proteínas y glucosa de la sangre también disminuyen y se presentan problemas en la osmorregulación (Shreck, 1981), de tal manera que el flujo de energía cambia debido a las nuevas condiciones, por lo que bajo tales circunstancias es prioritario aportar mayor energía al sistema inmune con el objetivo de asegurar la supervivencia del organismo.

CONCLUSIONES

En términos generales, el crecimiento de peces y crustáceos es similar, en el sentido de que ambos dependen de factores ambientales, la tasa metabólica y de crecimiento van disminuyendo conforme aumenta la talla. Sin embargo existen diferencias marcadas entre los dos; en el caso de los crustáceos el crecimiento se va dando por etapas, a medida que el animal va mudando y los peces tienen un

crecimiento constante si las condiciones ambientales se mantener igualmente constantes.

La energía ingerida por los organismos es distribuida en los diferentes procesos metabólicos, mientras que otra parte no es asimilada. Una fracción de la energía asimilada es destinada al proceso de crecimiento. Solamente bajo condiciones óptimas se destina la mayor cantidad de energía y proteína para crecimiento. Sin embargo, existen factores internos (sistema endocrino, reproducción, sistema inmune, talla, edad, sexo, nutrición, muda) y externos (temperatura, salinidad, OD, densidad, metabolitos tóxicos, manipulación del hombre) que tienen un efecto sobre este proceso, modificando la dirección y flujo de la energía metabólica, ya que bajo condiciones de estrés se vuelve más importante el mantenimiento de la integridad del organismo que el crecimiento, lo cual tiene como consecuencia una menor eficiencia en el uso del alimento suministrado.

LITERATURA CITADA

- Bayne, B.L., Windows, J. y R.J. Thompson. 1976. Physiological integrations. 261-291. En: Bayne, B.L. (eds). *Animal Physiology: Principles and Adaptations*. MacMillan Company, New York.
- Barton, B.A. y G.K. Iwama. 1991. Physiological changes in fish from stress in aquaculture with emphasis on the response and effects of corticosteroids. *Annual Reviews of Fish Diseases* 1:3-26.
- Beamish, F.W.H., Sitja-Bobadilla, A., Jebbink, J.A. y P.T.K. Woo. 1996. Bioenergetic cost of cryptobiosis in fish: rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* infected with *Cryptobia salmositica* and with an attenuated live vaccine. *Diseases of Aquatic Organisms* 25:1-8.
- Barker, M.F. y R.E. Scheibling. 2008. Rates of fission, somatic growth and gonadal development of a fissiparous sea star, *Allostichaster insignis*, in New Zealand. *Marine Biology* 153:815-824.
- Brett, J.R. 1979. Environmental factors and growth. En: Hoar, W.S., Randall, D.J. y Brett, J.R. (eds) *Fish physiology*. Vol8. Academic Press, N.Y. 599-675.
- [Canosa, L.F.](#), [Chang, J.P.](#) y R.E. [Peter](#). 2007. Neuroendocrine control of growth hormone in fish. *General and Comparative Endocrinology* 151:1-26.
- Chung, J.S., Dircksen, H. y G. Webster. 1999 A remarkable, precisely timed release of hyperglycemic hormone from endocrine cells in the gut is associated with ecdysis in the crab *Carcinus maenas*. *Proc Natl Acad Sci USA* 96:13103–13107.
- Chung, J.S y S.G. Webster. 2005. Dynamics of *in Vivo* Release of Molt-Inhibiting Hormone and Crustacean Hyperglycemic Hormone in the Shore Crab, *Carcinus maenas*. *Endocrinology*. 12:5545-5551.

- Cifuentes-Lemus, J.L., Torres-García, P. y M.M. Frias. 1997. Comportamiento de los organismos marinos frente a la temperatura y a la salinidad. En: Cifuentes-Lemus, J.L., Torres-García, P. y Frias, M.M. El Océano y sus Recursos IV. Ciencias del Mar: Oceanografía Biológica.
- Clark, T.D. y R.S. Seymour. 2006. Cardiorespiratory physiology and swimming energetics of a high-energy-demand teleost, the yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*). Journal of Experimental Biology 209:3940-3951.
- Company, R., Calduch-Giner, J.A., Pérez-Sánchez, J. y S.J. Kaushik. 1999. Protein sparing effect of dietary lipids in common dentex (*Dentex dentex*): a comparative study with sea bream (*Sjkwus aura*) and sea bass (*Dicentrarchus labrax*). Aquatic Living Resources 12:23-30.
- Costas, B., Aragão, C., Mancera, J.M., Dinis, M.T. y L.E.C. Conceição. 2007. High stocking density induces crowding stress and affects amino acid metabolism in Senegalese sole *Solea senegalensis* (Kaup 1858) juveniles. Aquaculture Research 39:1-9.
- D'Abramo, L., Conklin, D. y D.L. Akiyama. 1997. Crustacean nutrition. Advances in World Aquaculture, vol. 6.
- Davis, D.A., Saoud, I.P., McGraw, W.J. y D.B. Rouse. 2002. Considerations for *Litopenaeus vannamei* reared in inland low salinity waters. En: Cruz-Suárez, L. E., Ricque-Marie, D., Tapia-Salazar, M., Gaxiola-Cortés, M. G., Simoes, N. (Eds.). Avances en Nutrición Acuicola VI. Memorias del VI Simposium Internacional de Nutrición Acuicola. 3 al 6 de Septiembre del 2002. Cancún, Quintana Roo, México.
- Davis, K. y M. McEntire. 2009. Comparison of the cortisol and glucose stress response to acute confinement among white bass, Monrone chrysops, striped bass, *Monrone saxatilis* and sunshine bass, *Monrone chrysops* x *Morone saxatilis*. Journal of the World Aquaculture Society 40:567-572
- Dokken, Q.R. 1987. Effects of varying macronutrients and energy ratio on growth and survival of *P. vannamei* and *P. setiferus*. Texas A&M University, College Station, Texas, USA. Unpublished.
- de Kleijn, D.P., Janssen, K.P., Waddy, S.L., Hegeman, R., Lai, W.Y., Martens, G.J. y F. Van Herp. 1998. Expression of the crustacean hyperglycemic hormones and the gonad-inhibiting hormone during the reproductive cycle of the female American lobster *Homarus americanus*. Journal of Endocrinology 156:291-298.
- [Devaraj, H.](#) y [A. Natarajan](#). 2006. Molecular mechanisms regulating molting in a crustacean. FEBS Journal. 273:839-846.
- Dircksen, H., Bocking, D., Heyn, U., Mandel, C., Chung, J.S., BagGerman, G., Verhaert, P., Daufeldt, S., Plosch, T., Jaros, P.P., Waelkens, E., Keller, R. y G.S. Webster. 2001. Crustacean hyperglycemic hormone (CHH)-like peptides and CHH-precursor-related peptides from pericardial organ neurosecretory cells in the shore crab, *Carcinus maenas*, are putatively spliced and modified

- products of multiple genes. *Biochemical Journal* 356:159–170.
- FAO. 2009. The state of world fisheries and aquaculture 2008. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. 196 pp.
 - Fuller, M.F., Weekes, T.E.C., Cadenhead, A. y J.B. Bruce. 1977. The protein-sparing effect of carbohydrate. *British Journal of Nutrition* 38:489-496.
 - Gilbert, H., Bidanel, J.-P., Brown, J.H., Gruand, J.C., Caritez, J.-C., Guilluet, P., Lagant, H., Noblet, J. y P. Sellier. 2007. Genetic parameters for residual feed intake in growing pigs with emphasis on genetic relationships with carcass and meat quality traits. *Journal of Animal Science* 1-25.
 - James F. Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Savage, V.M. y E.L. Charnov. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*. 293:2248-2251.
 - Jobling, M. 1994. Fish bioenergetics. Chapman & Hall, London. GB. 1994. 309 p.
 - Güel, R. 1973. Factores que influyen en el crecimiento somático. *Revista Cubana de Pediatría* 47:523-5.
 - Guzman, C., Gaxiola, G., Rosa, C. y A. Torre-Blanco. 2001. The effect of dietary protein and total energy content on digestive enzyme activities, growth and survival of *Litopenaeus setiferus* (Linnaeus 1767) postlarvae. *Aquaculture Nutrition* 7:113-122.
 - Haukenes, A.H., Barton, B.A. y H. Bolligs. 2008. Cortisol responses of pallid sturgeon and yellow perch following challenge with lypopolysaccharidae. *Journal of Fish Biology* 72:780-784.
 - Huey, R.B. y A.F. Bennett. 1990. Physiological adjustments to fluctuating thermal environments: An ecological and evolutionary perspective. *Stress proteins in biology and medicine*. 37-59.
 - Keller, R. y H-P. Orth. 1990 Hyperglycemic neuropeptides in crustaceans. In: Epple A, Scanes CG, Stetson MH, eds. *Progress in comparative endocrinology*. New York: Wiley-Liss; 265–271.
 - [Kidder, G.W. 3rd.](#), [Petersen, C.W.](#) y R.L. [Preston](#). 2006. Energetics of osmoregulation: II. Water flux and osmoregulatory work in the euryhaline fish, *Fundulus heteroclitus*. [Journal of Experimental Zoology](#) 305:318-27.
 - Klekowski, K.R. y A. Duncan. 1975. Physiological approach to ecological energetics. 15-36. En: Grodzinski, W.R.Z., Klekowski, K.R. y Duncan, A. (eds) *Methods for Ecological Bioenergetics*. Blackwell Science, Oxford.
 - Kumaraguru, A.K., Beamish, F.W.H. y P.T.K. Woo. 1995. Impact of a pathogenic hemoflagellate, *Cryptobia salmosticia* Kats, on the metabolism and swimming performance of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *J. Fish Dis.* 18: 297-305.
 - Lehninger, A.L. 1995. *Bioquímica*. Segunda Edición. Ediciones Omega S.A. de C.V. Barcelona, España. 1117 pp.

- Lucas, A. 1996. Bioenergetics of Aquatic Animals. Taylor & Francis, Ltd. 169 pp.
- [Lugo, J.M.](#), [Morera, Y.](#), [Rodriguez, T.](#), [Huberman, A.](#), [Ramos, L.](#) y M.P. [Estrada](#). Molecular cloning and characterization of the crustacean hyperglycemic hormone cDNA from *Litopenaeus schmitti*. FEBS Journal 273: 5669-5677.
- Martínez-Córdova, L.R. 1999. Cultivo de camarones peneidos: principios y prácticas. AGT Editor. 283pp.
- Martínez-Córdova, L.R. 2002. Camaronicultura, Avances y Tendencias. AGT Editor. 167 pp.
- Martínez-Porchas, M. 2005. Efecto de la proporción proteína/energía dietética en el desempeño biológico de *Litopenaeus vannamei* en baja temperatura. Universidad de Sonora. Tesis de Maestría. 47pp.
- McKinney, M.L. 1998. Is marine biodiversity at less risk? Evidence and implications. Diversity and Distributions 4:3-8.
- Millamena, O.M. 2002. Replacement of fish meal by animal by-product meals in a practical diet for grow-out culture of grouper *Epinephelus coioides*. Aquaculture 204:75-84.
- [O'Connell, M.K.](#), [Lynch, P.B.](#) y J.V. [O'Doherty](#). 2005. A comparison between feeding a single diet or phase feeding a series of diets, with either the same or reduced crude protein content, to growing finishing pigs. Anim. Sci. 81:297-303.
- Osse, J. W. M., van den Boogaart, J. G. M., van Snik, G. M. J. and L.van der Sluys. 1997. Priorities during early growth of fish larvae. Aquaculture 155:249-258.
- Ortega-Salas, A.A. 1987. Age and growth of the dab (*Limanda limanda*) (Linnaeus) otoliths in Isle of Man waters. An. Inst. Cienc. DEL Mar y Limnol. UNAM. 14: 69-77.
- Prosser, C.L. 1986. Adaptational biology: Molecules to organisms. John Wiley, New York.
- Pruder, G.D. 2000. Biosecure Zero-Water Exchange Shrimp Production Systems. J. Ocean Univ. Qindago. 30: 92-106.
- Randall, D.J. y S.F. Perry, S. F. 1992. Catecholamine. En: Hoar, W.S., Randall, D.J., Farrell, T.P.(eds). Fish Physiology, Vol. XII, Academic Press, New York.
- Re, A.D., Diaz, F., Sierra, E. y S. Gomez-Jimenez. 2004. Oxygen consumption, ammonium and osmoregulatory capacity of *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson) exposed to different combinations of temperature and salinity. Ciencias Marinas 30: 433-453.
- Ridha, M.T. 2006. A Comparative Study on the Growth, Feed conversion and production of fry of improved and non-improved strains of the Nile tilapia *Oreochromis niloticus*. Asian Fisheries Science 19:319-329.
- Rosas-Vásquez, C. 1996. Bioenergética de camarones peneidos: una forma de comprender los mecanismos fisiológicos involucrados en la nutrición. En: Cruz-Suárez, E., Ricque-Marie, D. y Mendoza-

- Alfaro, R. 1996. Memorias del Tercer Simposium Internacional de Nutrición Acuícola, 11 al 13 de noviembre, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León, México.
- Sardella, B.A. y C.J. Brauner. 2008. The effect of elevated salinity on 'California' Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus* x *O. urolepis hornorum*) metabolism. [Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology](#) 148: 430-436.
 - Shreck, C.B. 1981. Stress and compensation in teleostean fishes: response to social and physical factors. En: Mickerling, A.D. (ed) Stress and Fish. Academic Press, London, 295-322.
 - [Stroh, T.](#) y G.K. [Zupanc](#). 1996. Somatostatin in the prepacemaker nucleus of weakly electric fish, *Apteronotus leptorhynchus*: evidence for a nonsynaptic function. [earch](#) 93: 76-87.
 - Subcommittee on Fish Nutrition, National Research Council. 1993. Nutrient Requirement of Fish. Board on Agriculture. National Academy Press. Washington, D.C. 128pp.
 - [Treerattrakool, S.](#), [Udomkit, A.](#), [Eurwilaichitr, L.](#), [Sonthayanon, B.](#) y S. [Panyim](#). 2003. Expression of biologically active crustacean hyperglycemic hormone (CHH) of *Penaeus monodon* in *Pichia pastoris*. Marine Biotechnology 5: 373-379.
 - Vega, M.E., Díaz, F. y S. Espina. 2004. Balance energético de juveniles de *Chirostoma estor estor* (Jordan, 1879) (Pises, Atherinopsidae) en relación con el tamaño corporal. Hidrobiológica 14: 113-120.
 - Watanabe, T., Kiron, V. y S. Satoh. 1997. Trace minerals in fish nutrition. Aquaculture 151: 185-207.
 - West, T.G., Arthur, P.G., Suarez, R.K., Doll, C.J. y P.W. Hochachka. 1993. *In vivo* utilization of glucose by heart and locomotory muscles of exercising rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Journal of Experimental Biology 177: 63-79.
 - Whiteley, N.M., Scott, J.L., Breeze, S.J. y L. McCann. 2001. Effects of water salinity on acid-base balance in decapod crustaceans. The Journal of Experimental Biology 204: 1003-1011.